云 南 植 物 研 究 1994; 增刊 Ⅵ: 101—112
Acta Botanica Yunnanica

百合族的细胞地理学及各属间系统关系

吴征镒 李 恒 杨崇仁
（中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204）

摘要 豹子花属 *Nomocharis*，假百合属 *Notholirion* 和大百合属 *Cardiocrinum* 是狭义百合科 *Liliaceae* 的三个新生属，染色体 2n＝24，均为二倍体。

1. 起源时期：大百合属 *Cardiocrinum* 起源于晚中新世，*Nomocharis* 起源于上新世或更晚，*Notholirion* 在更新世以后才出现，都是新生代晚期发生的单子叶植物。

2. 起源地：*Cardiocrinum* 起源于高黎贡山北段地带，在华中一带出现分化。*Notholirium* 起源于北纬 25—30°的横断山区北段。豹子花属 *Nomocharis* 起源于横断山区亚高山和高山地带并以此为多样化中心。

3. 系统关系：*Lilium* 是百合族中最原始的属，*Fritillaria* 属的原始种群可能起源于 *Lilium* 中具核型为 2n＝24＝4m+10st+10t 的种群。*Cardiocrinum* 则由 *Lilium* 属中的横断山脉的 *L. souliei*(2n＝24＝4m+6st+14t)等种群演化而成，至今保留 *Lilium* 有关种的核型不变。*Notholirion* 的原始种是 *Cardiocrinum* 的横断山区居群进一步分化的结果。*Fritillaria* 在横断山区的先进高山种群如 *F. cirrhosa*(2n＝24＝2m+2sm+8st+12t)又孕育了 *Nomocharis* 属的始祖型。*Notholirion* 从细胞学看是百合族中最进化最年青的属。

关键词 百合族，细胞地理学，系统关系

CYTOGEOGRAPHY AND PHYLOGENY OF LILIEAE

WU Zheng Yi, LI Heng, YANG Chong-Ren
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract *Nomocharis, Notholirion* and *Cardiocrinum*, in a narrow sense, are three new-born genera of Liliaceae. Their chromosome number: 2n＝24. All are diploids. 1) Period of Origin: *Cardiocrinum*, originated in the late Miocene Epoch, *Nomocharis*, originated in the Pliocene Epoch or later and *Notholirion*, originated after the Pleistocene Epoch, are monocotyledons appeared in the late Cenozoic Era; 2) Place of Origin: *Cardiocrinum* originated in the north range of Hengduanshan Mountains and diversified in mid China; *Notholirion* originated in northern Hengduanshan Mountains between 25°—30° north latitude; *Nomocharis* originated in the subalpine and alpine belts of Hengduanshan Mountains and took there as its diversity centre; 3) Phylogeny of Lilieae: *Lilium* is the most primitive genus of *Lilieae*. The primitive species of *Fritillaria* is possible to be originated from *Lilium* species with karyotype 2n＝24＝4m+10st+10t, while *Cardiocrinum* is evoluted from related species of *Lilium* in Hengduanshan Mountains like

•国家自然科学基金和云南省科委基金资助项目
1994-05-21 收稿

L. souliei (2n = 24 = 4m+6st+14t). The caryotype of relevant *Lilium* species which *Cardiocrinum* kept remains unchanged. The original species of *Notholirion* is a result further diversified by *Cardiocrinum* population in the area of Hengduanshan Mountains. And the advanced alpine species of *Fritillaria* in Hengduanshan Mountains as *F. cirrhosa* (2n = 24 = 2m+2sm+8st+12t) breeds the first species of *Nomocharis*. *Notholirion* is the most advanced and youngest genus of Lilieae in the sense of cytology.

Key words Lilieae, Cytogeography, Phylogeny

关于百合科 Liliaceae A.L. de Jussieu 的范围大小，在它成立（1789 年 A. L.de Jussieu 建立）以后的 200 多年中，经历了一个复杂的合与分的过程。到本世纪八十年代研究的趋势是把前人所认定的百合科细分为许多小科。1903 年，K. Krause 将百合科分为 12 个亚科，35 族，233 属。1934 年，J. Hutchinson 将 Krause 的百合科中的 Allioiodeae 等 4 个亚科 6 个族和 1 个亚族分离出去，他承认的百合科包括 28 族 180 属。Dahlgren 等将 Krause 的百合科分别置于 3 个目 25 个科中。A. Takhtajan (1987) 将百合科更加细分为 26 个科，置于 4 个目之下。在他的系统中，狭义的百合科 Liliaceae A.L.de Jussieu 与 Dahlgren R.M.的系统一样，均仅包括 9 个属，即 *Gagea*, *Lloydia*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Fritillaria*, *Lilium*, *Notholirion*, *Nomocharis*, *Cardiocrinum*。这种百合类群的细分已为比较保守的 Kew 园同人 (R.K.Brummitt,1992) 所接受。仅增加了 *Korolkowia* Regel (曾并归入 *Fritillaria* 的中亚单种属）和 *Calochorthus* Pursh 约 60 种，北美西部，从加拿大的 British Colombia 南达危地马拉，而 *Tulipa* 可能接近两个属。Takhtajan 更把百合科划分为 3 个族，其中百合族 Lilieae 含大百合属 *Cardiocrinum*, 百合属 *Lilium*, 假百合属 *Notholirion*, 豹子花属 *Nomocharis*, 贝母属 *Fritillaria*(含 *Rhinopetalum*)等 5 个属。由此，可以看出，现代的百合科这 9 个属已被公认为前述各种百合类群的核心部分，而百合族的大百合属 *Cardiocrinum* 等 5 个属的亲缘关系最为接近。深入研究这些属的起源和演化对探索整个百合纲 Liliopsida(Monocotyledones)的网络关系应是一个重要的步伐。

一、豹子花属 *Nomocharis*

豹子花属 *Nomocharis*, 共 8 种 2 个变种，独龙江有 5 种（李恒，1993)。分布情况如图 1。

(1) 开瓣豹子花 *Nomocharis aperta* (Franch.) Wilson = *Lilium aperta* Fr.，3000—3100 m 产贡山县境独龙江和怒江的分水岭高黎贡山：七明、黑普、西哨房，生长在海拔 3000—3100 m 的针叶林下，草地上。分布于贡山、德钦、大理、洱源、丽江、维西、兰坪；四川木里；西藏察隅；缅甸北部。k2n = 24 = 4m+10st+10t(谢晓阳等,1992)。本种在下文中移入 *Lilium* 属。

(2) 云南豹子花 *N. saluenensis* Balf.f. 产独龙江地区帕洛腊卡、尼塔柱、孔当、伊白底;生长在海拔 2600—3300 m 的疏林、草地上。分布于云南的贡山，福贡、腾冲、德钦、中甸、维西、东川；西藏察隅；缅甸北部。

(3) 滇蜀豹子花 *N. forrestii* Balf.f. 产中甸，生长在海拔 3000—3850 m，云南松林、杜鹃、栎林、针阔叶混交林下，高山草地。维西、丽江、碧江、洱源。

(4) 阿萨姆豹子花 *N. synaptica* Sealy 产印度阿萨姆，海拔 3350—3660 m。

(5) 碧罗豹子花 *N. biluoensis* Liang，特产维西碧罗雪山，生长在海拔 3400 m 的冷杉林下。

(6) 美丽豹子花 *N. basilissa* Farrer ex W. E. Evans 特产贡山高黎贡山东坡，生长在海拔 3928—4255 m 的矮竹林灌丛草地中；缅甸北部。K2n = 24 = 2m+2sm+8st+12t（谢晓阳等，1992)。

(7) 豹子花 *N. pardanthina* Franch。产独龙江地区西哨房至垭口；生长在海拔 2700—4050 m 的沟边

石上、林缘、灌丛、草坡。分布于贡山、德钦、中甸、维西、兰坪、丽江、鹤庆、漾濞、大理、宁蒗、会泽（E, Maire s.n.）；四川木里、雷波、米易、越西（许介眉，1991）。K2n＝24＝2m+2sm+6st+14t (谢晓阳等，1992)。

（7a）滇西豹子花（片马豹子花）*N. pardanthina* var. *farreri* W. E. Evans 产高黎贡山尼瓦龙、西哨房；生长在海拔 3400 m 的竹林、灌丛草地中；分布于贡山、泸水；缅甸北部。K2n＝24＝2m+2sm+8st+12t (谢晓阳等,1992)。

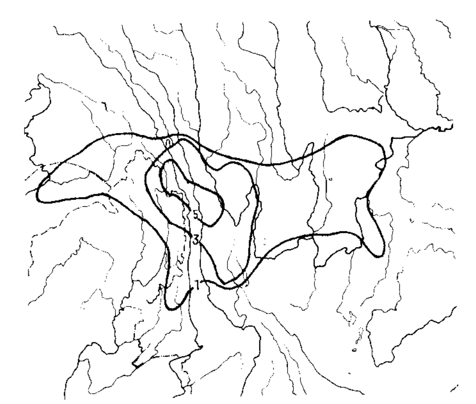


图 1. 豹子花属 *Nomocharis* 的分布区和等种值线

Fig. 1. Distribution area and isospecies lines of *Nomocharis*

（8）多斑豹子花 *N. meleagrina* Franch.产独龙江地区尼瓦龙，Swangchiang，海铺；生长在海拔 2800—3100 m 的竹灌丛、林缘。分布于贡山、福贡、德钦、丽江、维西、大理、洱源；四川雷波，西藏察隅县的察瓦龙。K2n＝24＝2m+2sm+8st+12t（谢晓阳等，1992）。

百合族内的进化属　开瓣豹子花 *N. aperta* 应为百合属植物。尽管梁松筠（1985）根据其花粉外壁纹饰与百合属一些种有所不同而支持它归 *Nomocharis* 属，但细胞学的分析却证明它是百合属的一个种。*N. aperta* 的核型为 2n＝24＝4m+10st+ 10t，与已知 *Nomocharis* 属其它种的核型（2n＝2m+2sm+6st+10t）都不同。相反，与同地（贡山）的 *Lilium davidii* 等 5 种都较接近，均具 4m 染色体，但 N.aperta 的 t 染色体较少，仅有 10t，而不是 12t、14t 等，况且它的花部特征也是百合型的。鉴于上述，*N. aperta* 应恢复到原来的属名即 *Lilum apertum* Franchet。以下的讨论将不包括 *N. aperta*。

根据植物形态、花粉形态(梁松筠 1984、1985)和细胞核型（谢晓阳等，1992）的研究，在豹子花属内各个种之间关系密切，种的性状常有交叉，都是二倍体，染色体数目均为 2n＝24。多数种都仅含 2 个中部着丝染色体，具 12 或 14 条端部着丝染色体。豹子花在百合族内是一个进化程度较高的属。

温带高山属　豹子花属分布区范围如图 1(不包括 *N. aperta*)，西界不过印度阿萨姆，东界金沙江支流牛郎江，南止于苍山和高黎贡山南麓，北界通过察隅、德钦、木里和越西，现属云南西部和北部的南温带、中温带和高原气候区（王宇等 1990），分布式样为中国-喜马拉雅型。其垂直分布由海拔 2600—4250 m。2600 m 是本属植物最低生长线。年平均温 7°左右。大部分种分布在海拔 3300 m 以上，气温更低。根据现有种类的水平分布和垂直分布，豹子花属是一个典型的北温带属，而且是一个温带高山属。

欧亚大陆的温带起源　豹子花在分布区的位置处于古南大陆数个大小板块（印度、掸邦-马来亚、保山）与古北大陆亚洲南部（青藏板块、华南板块）相互碰撞拼接的结合部。在这些板块拼接前（早白垩纪）及以后相当长的时期内（到老第三纪末、中新世前），陆地进行了准平原化过程，地势低平，只有少数山地突起较高(至少没有像现在横断山脉这类高山)，气温比现在高得多。那时在这一结合区，发育着赤道热带和亚热带森林植被（周廷儒 1982，徐仁 1982），水热条件均不适合 *Nomocharis* 的生存。这是说，豹子花属的老第三纪热带起源是不可能的。看来，也不可能起源于老第三纪时的北极或温带，因为那时欧亚的温带位于北纬 45—55°之间，相当于现在的天山和兴安岭以及以北地区。设想那时这里已生长了 *Nomocharis*，后因冰川作用被迫南迁，在发生地灭绝了，在横断山区袭存下来了。问题在于现有分布区的周围，虽有重重高山和可供生存的避难所，却无豹子花。说明在第四纪冰期或间冰期，在北温

带植物由北南下和由南向北回归的过程中都没有留下豹子花大规模迁移的足迹。这就排除了老第三纪的北温带起源地和发生时间的可能性。关于豹子花属起源的结论只能是在老第三纪之后即中新世或更晚起源于欧亚大陆的横断山区。

分化强烈的幼龄植物群 渐新世后期，残存在横断山区两侧的古地中海完全消失，喜马拉雅造山运动日亦强烈，准平原化了的横断山区又活化上升（周廷儒，1982），大地轮廓发生了巨大变化。新第三纪时期太阳活动减弱，海水温度变凉，加上海洋环流系统的改变，大气环流特别是南北向的流动减弱，地球上的气候带发生了明显分化，热带范围大大缩小，横断山地区转属温带范围，同时为植物垂直带谱奠定了基础。这里的高山带（海拔 2000 m 左右）就是 *Nomocharis* 发生和繁衍的历史环境。可以推测，豹子花的近缘属贝母属 *Fritillaria*（北温带至泛北极分布）在老第三纪时就已在横断山区扩散，随着新第三纪中、后期的山体上升和气候变冷，分化出了一些适应高寒条件的新植物群，如 *F. cirrhosa* 等，新类群迅速在当时还不很高的山地山峰扩散迁移。当山体继续上升，冰期气温进一步下降时，它们一边加强适应锻练，同时又迅速分化更多更新的耐寒类型。本属植物因生存环境复杂而发生了多样的形态，但因历史相对短暂而细胞核型迄今保留不变或无大的变异。*Nomocharis* 不但是一个新生幼龄属，而且是一个正在处于急剧分化阶段、多样化性强的属。

分布区的间断缘于连续 现代 *Nomocharis* 属的分布区轮廓是连续的(图 1)，各种的居群的分布却是分散的，间断成了豹子花属的普遍现象。豹子花 *N. pardanthina* 分布范围最广，分布区相当连续完整。但如果考虑到 *N. pardanthina* 的不同居群均分别出现在分布区内海拔 3000 m 以上的高山地带，便可发现该种分布区的星散和多处间断了。这不仅是空间上的间断，而且是生态的间断，确切地说，整个豹子花属都是亚高山灌丛或高山草甸上的植物。新第三纪以来，北极气候日趋寒冷，发展到第四纪几次冰期的袭击。在西藏高原东缘的横断山区，由于冰期的来临，准平原尚未解体成为高山深谷之时，豹子花属植物的先驱就在这里生存了，这时地势低平寒冷，生态环境比较一致，植物的传播和扩散不受障碍，分布区是连续的。后来随着各地山脉的急剧上升和间冰期的出现，大地变暖，豹子花类植物跟随山体上升而在较高寒的垂直带生存和发展，重变温暖的平原和山麓地带则失去了豹子花，产生了梯度的间断和纬度的间断。所以现代的豹子花属植物的星散分布实际上起源于早期冰川时期的连续分布。其分布区的间断是生态系统演变和分化的结果，是衍生的。

高黎贡山为多样化中心 *Nomocharis* 含 7 种 2 个变种，除印度阿萨姆山地（3350—3660 m)有一特有种外，国产 6 种，贡山县境内高黎贡山上有 4 种，成为属的分化中心。豹子花属种类由分化中心向四周逐渐或急剧减少，南止于高黎贡山南端腾冲；北止于察隅的舒伯拉山南坡（2 种)，并通过缅北的帕特凯山西进入印度阿萨姆山地（1 种)；向东大约在上新世时，豹子花的祖始类群就开始并完成了向东的迁移，进入了碧罗雪山、玉龙雪山、点苍山并达到了大小凉山以至滇东北乌蒙山。在碧落雪山、点苍山，豹子花属植物又顺利地沿山脊向南向北作了短程迁移，在高黎贡山东侧的碧罗雪山，形成了一个特有种 *N. biluoensis*；在点苍山、玉龙山、凉山地区出现了一个不见于高黎贡山的 *N. forrestii*。愈远离贡山，种类越少。诸如此类的生物现象，只能说明贡山县境内的高黎贡山是豹子花属的起源地，又是现代的多样化中心。

二、假百合属 *Notholirion*

假百合属 *Notholirion*，百合科的一个小属。含 4 种，独龙江有 2 种。全属的分布情况如图 2。

(1) 假百合 *N. bulbilliferum* (Lingelsh.) Stearn，尼泊尔中部至东部，3200—4100 m（Hara,1979)、锡金、不丹；西藏东南部、云南、四川，海拔 2600— 4500m（许介眉 1991)，至陕西秦岭太白山（—3000 m)（西北植物所，1970)；甘肃南部。生长在海拔（2900—）3300—4350 m 的红杉林缘，杜鹃林

下、矮竹林、河滩灌丛、草坝和草坡上(图 2:1)。

(2) 钟花假百合 *N. campanulatum* Cotton et Stearn. 斯里兰卡(?)①、缅甸；西藏芒康（青藏队 76-11819），米林派多雄拉山（青藏队 74-3737），云南贡山独龙江、福贡、泸水、腾冲、德钦、大理。生长在海拔 3200—3300 m 的高山栎林下，林缘、草地、竹丛中。四川：盐源、昭觉、丹巴和新龙海拔 2800—4300 m 的干草坡（许介眉 1991）(图 2:2)。

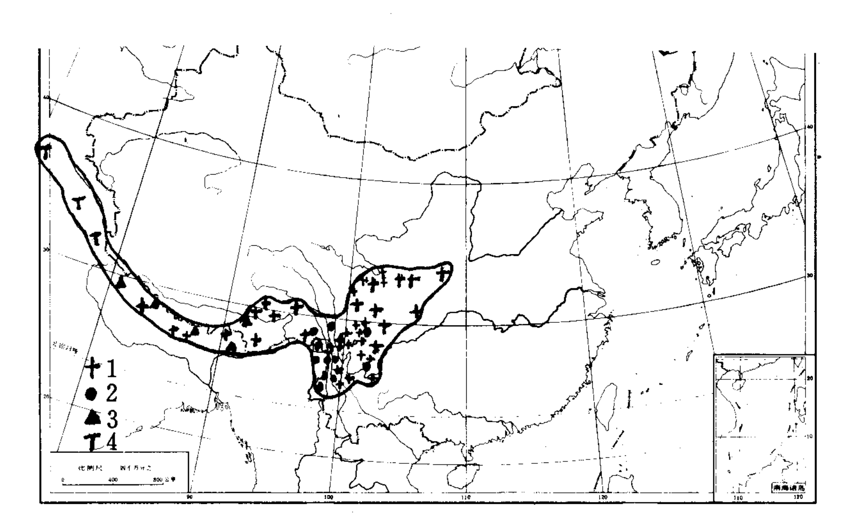


图 2. 假百合属 *Notholirion* 的分布区

Fig. 2. Distribution area of *Notholirion*

1. *N. bulbiliferum;* 2. *N. campanulatum;*3. *N. macrophylium;* 4. *N. thomsonianum*

(3) 大叶假百合 *N. macrophyllum* (D. Don) Boiss. 尼泊尔西部和中部、锡金、不丹；西藏：吉隆(吴征镒等 75-656)；四川：木里（俞德骏,7548）、稻城, 生长在海拔 2800—3400 m，草坡，林间草地(许介眉，1991)；云南：中甸碧塔海，生长在海拔 2800—4000 m 的草坡(图 2:3)。

(4) *N. thomsonianum* (Royle) Stapf. 分布于阿富汗、克什米尔至尼泊尔(图 2:4)。

这是一个典型的康滇高原-喜马拉雅地区分布的高山草本属。

染色体特征 本属 4 种染色体数目都是 2n = 24 (假百合 *N. bulbilliferum* (徐炳声等 1986)，钟花假百合 *N. campanulatum*，大叶假百合 *N. macrophyllum* 和 *N. thomsonianum*)，与百合族各属都相同。其中假百合 *N. bulbilliferum*（太白山）的核型公式为 2n = 2x = 24 = 2m+2sm+20t，唯一含 20t 的种，可以说假百合属是百合族中最进化、核型不对称性最高的属。从核型演化顺序看，假百合属还是一个比 *Nomocharis* 更为年青的幼龄属。

横断山区的起源地 1. 如图 2,作为一个新生幼龄属, 分布最广的种 *Notholirion bulbiliferum* 为本属最原始的种，其它如 *N. thomsonianum*、*N. macrophyllum* 和 *N. campanulatum* 都是比较进化的狭域种。北纬 25°—30°之间的横断山脉高山地带拥有本属 3 个种，包括原始种 *N. bulbilliferum* 和 2 个进化种，

①本种原描述未见。梁松筠在中国植物志 14:165(1980) 提到斯里兰卡分布，也说西藏有分布；陈心启在西藏植物志 5: 547(1987) 把本种标本定为 *N. bulbilliferum*，仅承认假百合和大叶假百合 2 种，在写属的分布时说分布于东亚，未记南亚斯里兰卡分布。H.K.Airy Shaw(1973) 在″A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns″:799 云本属自波斯分布至华西，因此斯里兰卡的分布有待证实。本文区系分析时暂不予考虑。

集中了假百合属全部种的 75%，这一现象表明，*Notholirion* 的多样化中心座落在横断山脉。2.在缺乏足够的化石证据的情况下，多样化中心和起源中心重叠是幼龄进化属的基本特征，根据比较形态学分析，假百合属与百合族的大百合属 *Cardiocrinum* (2n = 24 = 4m+6st+14t) 亲缘最近，但核型不对称性较强，假百合属可能由大百合属分化而来。在讨论大百合属时，推断该属起源于高黎贡山北段的高山带即横断山脉的西部。如此说来，假百合属的原始种 *N. bulbilliferum* 在横断山脉的居群应是 *Cardiocrinum* 的某一早期衍生居群的直接后裔，即横断山脉（北纬 25°—30°地段）是 *N. bulbilliferum* 的发源地，对假百合属说来，它的分化中心与起源地相同。值得一提的是：假百合属具有较为先进的繁殖体——数以百计的地下小鳞茎（俗称太白米）和可以随风飘扬的薄片状的种子，可以迅速沿着高山山脊（2800—4100 m）传播扩展。在不长的时期内，假百合属繁殖体向西到达喜马拉雅山脉的西端阿富汗、克什米尔，向东达到了秦岭西段，向南阻于高温，向北阻于干旱。由于生态条件的限制，假百合属分布区的南北跨度十分狭窄，其最大宽度也不及东西长度的 1／5。

假百合 *Notholirion* 是一个新生代的幼龄属，约在第一次冰期，发生于横断山区的高山地带，由此四处传播，形成现今的分布区式样。

三、大百合属 *Cardiocrinum*

大百合属 *Cardiocrinum* 含 3 种:

(1) 大百合 *Cardiocrinum giganteum* (Wall.) Makino 产独龙江各地，生长在海拔 1300—3200 m 的林缘、草地、疏林中。在高黎贡山高山地带的沟谷，草甸上常组成高 3—4 m 的大百合群落，在四川生长于海拔 900—2900 m 的阴湿林下、林缘、灌丛或沟边（许介眉，1991）。分布于西南各省区，甘肃、陕西、湖北、广西；尼泊尔中部、东部；印度加瓦拉、阿萨姆、曼尼普尔；缅甸北部(图 3:1)。是一个由中国秦岭山脉至西南各省区和东喜马拉雅分布式样的种。其核型为 K2n = 24 = 4m+6st+14t(洪德元 1987,谢晓阳 1992)。

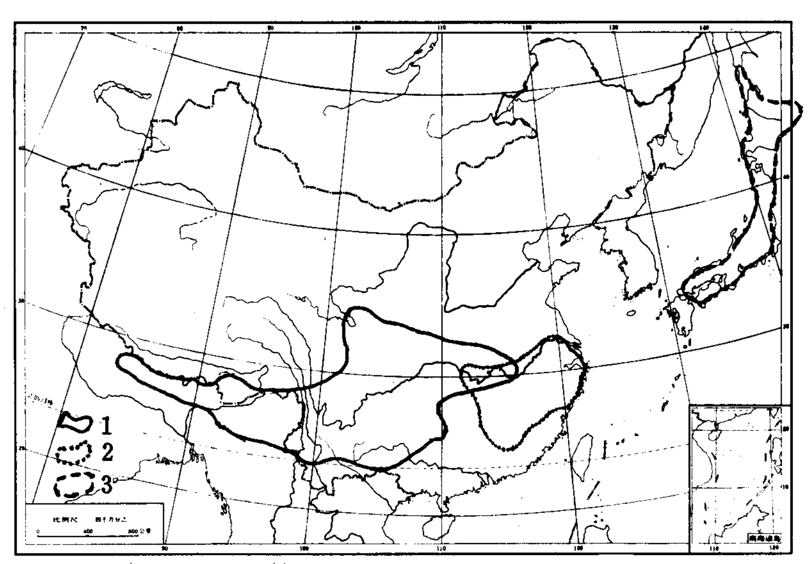


图 3. 大百合属 *Cardiocrinum* 的分布区

Fig. 3. Distribution areas of *Cardiocrinum*

1. *C. giganteum;* 2. *C. cathayanum;* 3. *C. cordatum*

(2) 荞麦叶贝母 *Cardiocrinum cathayanum* (Wilson) Stearn，分布于湖北、湖南、广西、安徽、江苏、江西、浙江、福建、贵州，(图 3:2)，生长在海拔 600—1050 m 的山坡林下。是华中至华东的特有种。

(3) 日本大百合 *Cardiocrinum cordadum* (Thunb.) Makino 是日本特有种，自萨哈林岛、库页岛、日本千岛群岛南部经北海道，本州分布至中国岛和四国(Ohwi，1978)。生长在落叶林下阴湿处(图 3:3)。

属的形态特征　大百合属的鳞茎由基生叶的叶柄膨大而成，鳞茎基部具数条走茎，走茎顶端形成一个小鳞茎。此小鳞茎仅能萌生基生叶。大鳞茎可抽出高大的茎，具茎生叶，叶宽大，具网状脉，茎延长为花序。多花，排成总状，具苞片。

根据植物形态大致可以看出本属植物的演化方向。1) 由高大草本向低矮型变化的趋势：大百合 *C. giganteum* →荞麦叶贝母 *C. cathayanum*→日本大百合 *C. cordatum*。大百合在独龙江的居群，植株高达 3—4 m，愈向东植株愈变矮，至秦岭一带，株高常为 1—2m，华东产的荞麦叶贝母高仅 50—150 cm 。作者在日本松山采的日本大百合果株高仅 60—70 cm。2) 花数由多变少，贡山的大百合总状花序具花多达 40 朵，中国植物志载本种具花 10—16 朵，秦岭植物志载"花数朵"（西北植物研究所，1970)。荞麦叶贝母有花 3—5 朵。日本大百合也有花 3—5 朵。3) 花的大小也有同样由大变小的趋势。但是这些变异趋势是如此不稳定，不定向，以致同一居群的同一个体在生态环境改变时就可以出现每一性状变化的全过程。例如，约在 1987 年，昆明植物园刘宪章从高黎贡山东哨房附近的浩瀚大百合居群中取一鳞茎移栽于百草园露地中，原产地植株高常在 3m 以上，总状花序着花常 30 余朵。由于生境的改变（原产地海拔 3200 m，半年积雪不化，年降水 2500 mm 以上，土壤为高山草甸土)，栽培条件下的大百合花数逐渐减少，植株高仅及 60—70 cm，到 1993 年，这一大百合已发展成 7—8 株聚集的植丛，其中两株有花茎，高 50 和 70 cm ，有花 5 朵和 7 朵，花的苞片早落。仅在 6 年间，同一鳞茎萌发的后代就可以分别看到本属 3 个种的特征。更有甚者，就在这一个植丛中，我们还发现形态极为特殊的"第四个种"：有 4 株植物仅有基生叶而无茎及花葶，在基生叶丛中生有 1 朵花，花直立，花的结构、形态与同一植丛中另两个花序上的花相同，从形态演化观点出发，花茎从有到无和花由多到少对 *Cardiocrinum* 来说，只能视为生态变化条件下的飘度变异。类似的变异普遍具有可逆性，绝不是物种演化途中的突变，也无分类价值。由此应可佐证 *Cardiocrinum* 的 3 个种也不过是同一种在生态条件较干较热时的居群变异而已。本属植物不同居群的形态都有一些量的差异，但不同种间质的差异并不十分明显。例如秦岭的大百合与高黎贡山的大百合植株高低、花数多少之差远远大于荞麦叶贝母与日本大百合的种间之差，而贵州雷山和湘西武岗山的大百合标本有被定为 *C. giganteum* 的，也有被看作是 *C. cathayanum* 的，说明这两个种的性状特征在过渡地带是相当模糊的。

此外，梁松筠（1980）与王文采（1992）先后写到大百合 *C. giganteum* 的总状"花序无苞片"，这不是事实。作者为此特别对昆明植物所引自贡山的开花植株作了观察，见到的两个花序各有花 5—7 朵。每花都有长 5.5—6.5 cm 的舟状披针形苞片，但到盛花时都依次干枯脱落，因此正在开花的花序或果序上均见不到苞片，干标本往往是个别的花或花序的一小部分，苞片一般也没有存留，王文采根据本属 3 个种苞片的"有无"，推测"苞片消失（大百合）可能是进化的现象"，大百合可能从华中地区由 *C. cathayanum* 演化而出，由于推论的条件不存在，结论也是不可接受的。

无论从细胞学或形态学的观点，大百合属因叶大心形而具网状脉是一个特征鲜明的独立属，但属内分化尚不十分明显。或许，大百合属仅有 1 个种，现分出的 3 个种只不过是这个种的 3 个地理亚种或变种或生态型而已。

染色体特征　采自陕西太白山的 *C. giganteum* 的染色体数目为 2n＝24 ，核型公式为 2n＝24＝4m+6st+14t，第 1 对染色体的短臂及第 7、8 和 10 对染色体的长臂具有次缢痕（洪德元 1987)。采自四川峨眉山的 C. *giganteum* 的染色体数目也为 2n＝24 ，第一对染色体的短臂和第 9 对的长

臂具次缢痕，而且第11对染色体的短臂比太白山的长得多（汤彦承，1984）。谢晓阳采自云南高黎贡山的 *C. giganteum* 的染色体数目为 2n＝24，核型公式是 2n＝24＝4m+6st+14t，核型与太白山的一致，但次缢痕出现频率很高，即第一对染色体短臂及第6，8，12对的长臂共计8条染色体上都具次缢痕(谢晓阳等 1992)。据洪德元等介绍，印度阿萨姆邦西隆的材料，其染色体数目为 2n＝24，仅第8对染色体的长臂具次缢痕。据钮力明(日本东京大学研究生)的观察，采自湖北的 C.cathayanum 和日本的 *C. cordatum* 的染色体数目和核型也与 *C. giganteum* 相同。全属植物均为二倍体，但印度加瓦尔的 *C. giganteum* 的染色体是 2n＝22，是一个杂合体，则是本属一个例外。

大百合属染色体的基本特点是 2n＝24，核型都是 2n＝24＝4m+6st+14t，在同一种的不同居群中，具次缢痕的染色体数目有所不同，有的仅为1对（阿萨姆），有的为2对（峨嵋山），多数为4对（太白山，高黎贡山等）。次缢痕出现的位置也有所不同。次缢痕的变异一般属于居群水平的变异，在种级划分上分类价值不大。无论从植物形态特征或染色体特征，大百合属下分3个独立的种的分类依据均嫌不足。最好的分类处理是把这3个种改为同一种下的亚种或变种。本文因限于篇幅，不作具体安排。

关于原始类群和起源地 我们认为高黎贡山的大百合 *C. giganteum* 是本属最为原始的居群，因为：1) 这里的植物个体最高大，总状花序的花数比其它各地的都多，前面说到刘宪章引种栽培的个体的例子似乎重演了花序从有到无和花从多到少的退化过程。*C. cathayanum* 和 *C. cordatum* 的就是 *C. giganteum* 的在不利于它的水热条件下适应变异的结果。2) *Cardiocrinum* 的始祖类群应与百合属内某些种的染色体数目和核型最接近。根据 Takhtajan A.（1987）的系统，百合科 Liliaceae 中百合族含 *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Notholirion*, *Nomocharis*, *Fritillaria*, *Rhinopetalum*（＝*Fritillaria*）6属或5属，各属的染色体数目都是 2n＝ 24，唯 *Lilium souliei* 和 *L. taliense* 这两种百合的核型(均采自贡山)与 *Cardiocrinum gigantheum*（贡山材料）的核型相同 2n＝24＝4m+6st+12t（谢晓阳等 1992）。这一事实说明 *Cardiocrinum* 与百合属这两个种有极为密切的亲缘关系。换言之，高黎贡山的 *C. giganteum* 和同地的 *Lilium souliei* 和 *L. taliense* 从细胞学看可能是同源的。3) 百合属和贝母属 *Frilillaria* 都是 *Lilieae* 族中分布广泛的北温带属，其分布区较之 *Cardiocrinum* 具有较强的古老性，其起源时期也要比 *Cardiocrinum* 早。*Cardiocrinum* 应是 *Lilium* 某一分支或类群的衍生属。*L. souliei* 和 *L. nepalense* 为我国康滇地区的特有成分，它们均在高黎贡山有自已的居群。于是高黎贡山是相同核型的 *Cardiocrinum* 和百合属的 *L. souliei* 与 *L. taliense* 的结合部。因此有理由推测 *Cardiocrinum* 很可能由百合属有关种的高黎贡山居群演化发生，而高黎贡山的 *C. giganteum* 是大百合属的原始居群。保存着原始类型的高黎贡山也就是本属的起源地。

关于起源时期和扩散 大百合属的分布区是比较连续的（图3）。大百合 *C. giganteum* 从尼泊尔中部一直延伸到秦岭及湖北东部（大别山南部）；荞麦叶贝母 *C. cathayanum* 从湖南东部、湖北中部分布到江苏、浙江和福建北部，分布区的西北部与大百合的分布区在湖北部分重叠。日本大百合的分布区则与荞麦叶贝母的分布区隔海相对，在空间上出现间断。

日本岛屿的成陆过程始于渐新世，即当喜马拉雅运动兴起，太平洋周围的地槽强烈地褶皱隆起成陆的时候。白垩纪至古新世，日本岛屿大部分都是亚洲大陆向东的延续部分，但被淹没在海洋之中，在渐新世晚期，本洲岛部分出露成陆，上新世之初，日本的南部与大陆连接，到上新世之末又与大陆分离。在第四纪冰期中，由于海水撤退，海平面下降，日本岛屿又曾四次直接或间接与我国东部大陆相联接（周廷儒，1982）。由于这一段历史，大百合属在第三纪之末，上新世之初或第四纪的冰期都有从我国华东传入日本本部的通路。*C. cordatum* 在日本岛屿的繁育和传播，分布区的形成和间断均与这一段地质历史相联系。由于日本岛屿的成陆历史较短，*Cardiocrinum* 传入日本的时期应不早于上新世。

分布区西部远及尼泊尔，大百合属自起源地向喜马拉雅山地的传播显然只能是在渐新世晚期，由于印度板块的俯冲，喜马拉雅山脉强烈隆升之后，那时高黎贡山与西藏高原南部之间古地中海消失，代之

而起的喜马拉雅山南坡气候温暖，降水充沛，适于高湿温凉山地的大百合向西扩散概不存在区域障碍也不存在生态隔离。这一扩散路线一直持续到今天。

大百合的现有居群均分布在温带地区的山地，例如贡山的居群生长在高黎贡山东西两侧海拔 1300—3200 m 的山谷和潮湿的山坡，*C. cathayanum* 生长在华东地区海拔 3800—1200 m 的山坡林下阴湿处，这个属适宜的原始生境条件也就可想而知。但大百合属的现代主要分布区均座落在东亚的低纬度地带北回归线至北纬 34 °（中国境内）之间的亚热带地域，这里仅有一定的山地垂直带才具有适于大百合属生存和发展的水热条件。在高黎贡山及其邻近地区，垂直带谱的形成大约始于新第三纪中期，即晚中新世时期，由于喜马拉雅运动的冲击，准平原化了的横断山区又重新活化上升，造成高山峡谷，出现了梯度性的垂直生态气候带系列。大百合属大概就是晚中新世时在这里的第二个或第三个梯度带上发生，并由此向上、下的梯度带游移，在间冰期还通过山麓地带向四方迁移和传播。

由此看来，*Cardiocrinum* 与豹子花属 *Nomocharis* 相似，是一个起源于晚中新世前后的幼龄属。

四、百合族内各属的系统关系

百合科 Liliaceae 分 9(1—11)个属，A. Takhtajan 在百合科下设 3 个族；顶冰花族 Lloydieae: *Gagea*, *Lloydia*; 百合族 Lilieae: *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Notholirion*, *Nomocharis*, *Fritillaria*（包括 *Rhinopetalum*）和郁金香族 Tulipeae : *Tulipa*，*Erythronium*，其中百合族 Lilieae 为百合科的主体。为探讨百合族 5 个属的系统关系，表 1 列出了各属的核型资料。在前面已经讨论了大百合属 *Cardiocrinum*，豹子花属 *Nomochario*，假百合属的 *Notholirion* 的起源问题，即大百合属等 3 属都是晚中新世及以后起源于滇西北横断山区，其祖型均与横断山区的百合种群或贝母种群有关。百合属仅列出已有核型报导的横断山区种群。贝母属也仅选用中国部分种群的核型资料。从表 1 可以看到百合族如下的细胞学特征和系统发育关系。

1. 百合族的染色体 2n＝24，基数为 12；二倍体，核型公式相似：一般由 4 条 m 或 sm 长染色体和 20 条 st 或 t 和长度渐短的 t 染色体组成。染色体短臂和长臂变异范围接近；着丝点端化值均为 80%左右；核型不对称程度也较一致。不同属植物核型的同一性和高度的相似性均可表明:这些属在发生上的同源性, 在系统上的相关性。因此, *Cardiocrinum,Nomocharis, Notholirion, Lilium* 和 *Fritillaria* 被近代系统学家置于百合科中的同一个族，是无可非议的。

2. 百合属 *Lilium* 在族内比较原始，贝母属 *Fritillaria* 染色体有较高的多样性。百合属的 m 染色体均为 4，t 染色体则有 10、12、14 的，已报导的没有 2m 染色体种。贝母属的 m 染色体则有 2 和 4 之分，4m 类的种的 t 染色体也有 12、14 的，2m 型的种的 t 染色体有 12 和 16 之分。其分化过程比 *Lilium* 更为激烈，但原始性则次于 *Lilium*。此外，贝母属在染色体基数方面也表现较大的多样性。例如分布在美国的加利福尼亚的 *F. pudica* 的染色体基数 x＝13，欧亚大陆的 *F. ruthenica* 和 *F. nigra* 的 x＝9 (据翟诗红等,1985)。其它绝大部分地区的种的(包括新疆、云南及华中、华东的种) 共同基数都是 12。且不论染色体基数的增加或减少，均为进化的表现，但可以说明，贝母属的核型演化经历了一个比较长的历史过程。在这个意义上百合属又比贝母属保守，而保守往往意味着原始性。

3. 百合族植物核型级的演化表现在于 t 染色体数目的增加和 m 染色体数目的减少。如表 1: *Nomocharis, Notholirion* 的 m 染色体均为 2，是族内两个进化的属。*Cardiocrinum* 和 *Lilium* 有 4 条 m 染色体。*Fritillaria* 兼有 2 条和 4 条 m 染色体，是族内核型多样性高的属。在百合族的 4m 种中，t 染色体大都是 12 和 14，但 *Lilium aperta* t 染色体为 10，为百合族中已知是 4m 核型中 t 染色体最低的，相对地说，也可认为是百合族内已知最原始的核型。相反，*Fritillaria thunbergii* 的核型是 4m+4st+16t，t 染色体数(16)高于百合族 4m 型各种。通过这一比较，得知百合属的原始种类比贝母属的更为原始，再考虑

表 1. 百合族的核型比较

Table 1. Comparsion of karyotypes of Lilieae

分类单位 Taxon	产地 Locality	海拔 Altitute,m.	核型、染色体数目 Karyotype	资料来源 reference
Cardiocrinum			2n=24	
giganteum	陕西太白山		2n=24=4m+6st+14t	洪德元等(1987)
	印度大吉岭		2n=24	据洪德元(1987)
	印度阿萨姆		2n=24	据洪德元(1987)
	印度加瓦尔		2n=22(杂合体)	据洪德元(1987)
	四川峨嵋山		2n=24	汤彦承等(1984)
	云南贡山	2700	2n=24=4m+6st+14t	谢晓阳等(1992)
Nomocharis			2n=24	
pardanthina	云南贡山	3000	2n=24=2m+2s+2sm+6st+14t	谢晓阳等(1992)
f. punctulata	云南贡山	3300	2n=24=2m+2s+2sm+6st+14t	谢晓阳等(1992)
var. farreri	云南泸水	3100	2n=24=2m+2sm+8st+12t	谢晓阳等(1992)
meleagrina	云南贡山	3300	2n=24=2m+2sm+8st+12t	谢晓阳等(1992)
basilissa	云南贡山	3400	2n=24=2m+2sm+8st+12t	谢晓阳等(1992)
Notholirion			2n=24	
bulbiliferum	陕西太白山		2n=24=2m+2sm+20t	徐炳声等(1986)
comapanulatum			2n=24	据徐炳声等(1986)
macrophyllum			2n=24	据徐炳声等(1986)
thomsonianum			2n=24	据徐炳声等(1986)
Lilium			2n=24	
souliei	云南贡山	4100	2n=24=4m+6st+14t	谢晓阳等(1992)
taliense	云南贡山		2n=24=4m+6st+14t	谢晓阳等(1992)
davidii	云南贡山		2n=24=4m+8st+12t	谢晓阳等(1992)
nepalense	云南泸水		2n=24=4m+8st+12t	谢晓阳等(1992)
brownii	云南泸水		2n=24=4m+8st+12t	谢晓阳等(1992)
aperta (=Nomocharis aperta)	云南贡山	3300	2n=24=4m+10st+10t	谢晓阳等(1992)
Fritillaria				
cirrhosa	云南贡山		2n=24=2m+2sm+8st+12t	谢晓阳等(1992)
pallidiflora	新疆裕民(引种)		2n=24=2m+2sm+6st+14t	翟诗红等(1985)
walujewii	新疆裕民(引种)		2n=24=2m+2sm+8st+12t	翟诗红等(1985)
karelinii	新疆塔城		2n=24=4m+4sm+4st+12t	翟诗红等(1985)
yuminensis	新疆裕民(引种)		2n=24=4m+8st+12t	翟诗红等(1985)
verticillata	新疆裕民(引种)		2n=24=4m+8st+12t	翟诗红等(1985)
olgae	新疆裕民(引种)		2n=24=4m+4st+16t	翟诗红等(1985)
thunbergii	浙江鄞县		2n=24=4m+6st+14t	王志安(1992)
thunbergii	浙江舟山		2n=24=2m+2sm+12st+8t	王志安(1992)
thunbergii	安徽宁国		2n=24=2m+2sm+8st+12t	张定成等(1992)
thunbergii	新疆伊宁(引种)		2n=24=2m+2sm+4st+16t	翟诗红等(1985)

到百合属分布区的历史和规模(整个北温带和热带亚洲), 比贝母属(以地中海和东亚为分布中心)更为古老, 结论应该是:百合属比贝母属较为原始, 贝母属源于百合属的有关种群。

4. 大百合属 *Cardiocrinum* 是由百合属的横断山脉种系演化而来的。大百合与 *Lilium souliei* 和 *L. taliense* 的核型相同 2n = 24 = 4m+6st+14t, 为百合属中已知的较进化的核型, 相同核型意味着不同种系的同源性。至少,不同属具有相同的核型可以表明有关属的紧密的系统关系。所以大百合属植物应认为是 *L. souliei* 或 *L. nepalense* 的衍生物。从形态学和细胞系的观点看, 不少学者坚持把 *Cardiocrinum* 置于 *Lilium* 属内也是有道理的。

5. 假百合属 *Notholirion* 与 *Cardiocrinum* 的关系最密切。虽然 *Notholirion* 的核型(2n = 24 = 2m+2sm+20t)与 *Cardiocrinum* 有所不同, 但形态特征(基生叶与茎生叶分化, 多花)与后者相似, 但因具多数小鳞茎而比较先进, 分布区形成历史也较短, 很可能是 *Cardiocrinum* 的核型发生阶段性的变化时, 即由 4m 型进入到 2m 时,是基因在特殊环境刺激下发生了突变, 出现了另一个十分进化的新生属——假百合属 *Notholirion*。至此百合族的进化到第四纪时达到最高峰。

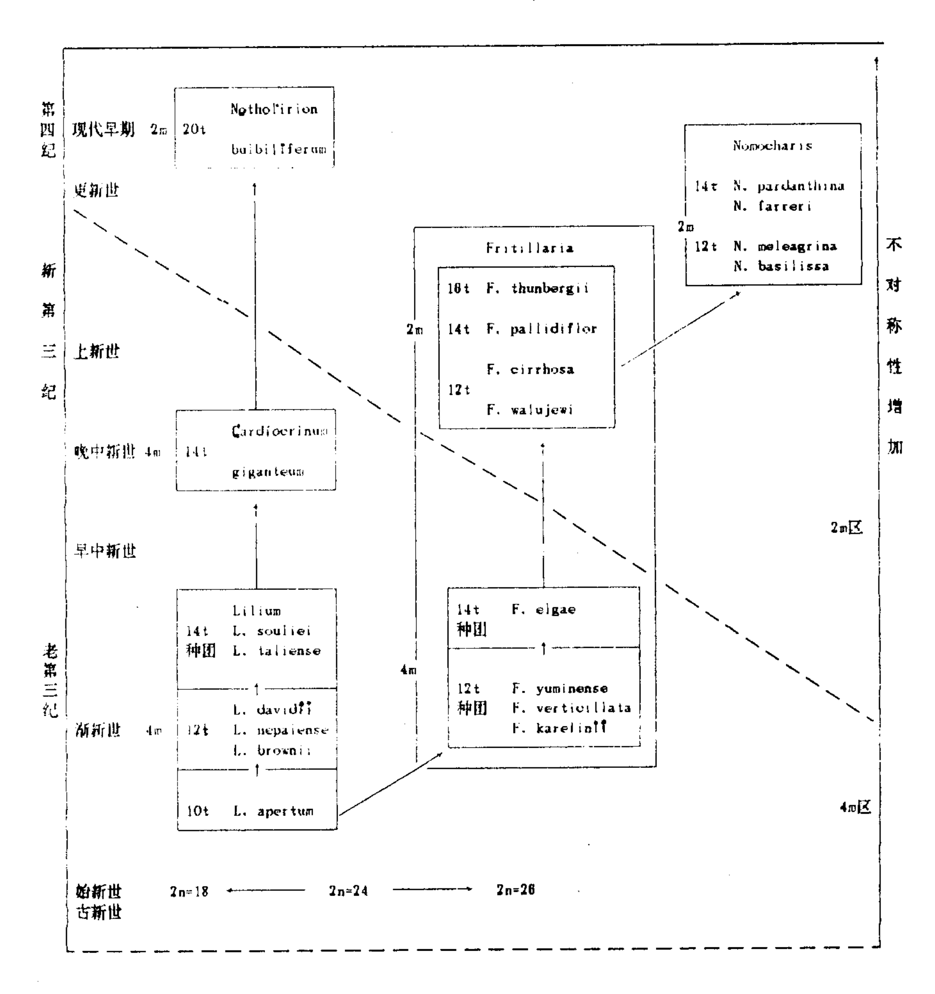


图 4 百合族系统演化图

Fig. 4 Systematic Relationshipe of Genera in Lilieae

6. 豹子花属 *Nomocharis* 源出于贝母属 *Fritillaria* 在横断山区的进化分支。豹子花属的核型均与贝母

属 2m 型的种类相同，其中 *N. pardanthina* var. *farreri*、*N. meleagrina*、*N. basilissa* 与横断山的 *F. cirrhosa* 具相同核型(2n = 24 = 2m+2sm+8st+12t)。全部豹子花种无一与百合属、大百合属或假百合属的核型一致。因此，别无选择，*Nomocharis* 只能是 *Fritillaris* 亲缘最近的属，而且是晚于后者原始类群才形成的属。

综上所述，百合族各属间的系统关系如图 4。

参 考 文 献

〔1〕王文采, 1992. 东亚植物区系的一些分布式样的迁移路线 Ⅰ、Ⅱ. 植物分类学报, **31**(1):1—24; **31**(2):97—117.

〔2〕王 宇等, 1990. 云南省农业气候资源及区划. 气象出版社.

〔3〕王志安, 1992. 贝母属三个分类群的核型研究. 植物分类学报, **30**(1):69—72.

〔4〕汤彦承, 梁松筠, 1983. 中国百合科的系统梗概及以对今后研究的一些意见. 植物研究, **3**(2):56—72.

〔5〕许介眉, 1991. 百合族Lilieae,四川植物志 7:47—128 四川民族出版社.

〔6〕西北植物研究所编, 1970. 假百合属, 秦岭植物志. 北京: 科学出版社, 1:363—365.

〔7〕李 恒, 1993. 独龙江地区植物. 昆明: 云南科技出版社.

〔8〕张成定等, 1992. 安徽南部贝母属植物核型研究.植物分类学报, **30**(1):62—69.

〔9〕洪德元等, 1987. 百合科细胞分类学研究(1). 植物分类学报, **25**(4):245—253.

〔10〕洪德元, 1990. 植物细胞分类学.科学出版社.

〔11〕周廷儒, 1982. 古地理学. 北京师范大学出版社.

〔12〕徐 仁, 1982. 青藏古植被的演变与青藏高原的隆起. 植物分类学报, **20**(4):385—391.

〔13〕徐炳声等, 1986. 假百合核型的研究. 广西植物, **6**(1,2):95—98.

〔14〕梁松筠, 1980. 大百合属,假百合属. 中国植物志. 北京: 科学出版社, **14:**158—159,164—166.

〔15〕梁松筠, 1984. 豹子花属的研究. 植物研究, **4**(2):163—178.

〔16〕梁松筠等, 1985. 豹子花属的花粉形态研究, 兼论与百合属的界限问题. 植物分类学报, **23**(6):405—417.

〔17〕谢晓阳等, 1992. 豹子花属及其邻近属细胞学研究. 植物分类学报, **30**(6): 487—479.

〔18〕翟诗红等, 1985. 新疆贝母属的核型研究. 植物分类学报, **23**(4):264—269.

〔19〕Brummitt R K, 1992. Vascular Plant Families and Genera: 727.

〔20〕Hara H. *et al*, 1978. An. Enumeration of the Flowering. *Plants of Nepal*, **1:**75.

〔21〕Ohwi. J, 1978. Liliaceae. Flora of Japan(显花篇).